Ueber

Die Entwicklung der Kiemen der Najaden.

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde.

Verfasst und einer

Hohen Philosophischen Fakultät II Sektion

der

Kgl. Bayer. Ludwig-Maximilians-Universität München

vorgelegt von

J. Voinea

aus Rumänien (Bukarest).

München 1903.

Druck von M. Ernst, Senefelderstrasse 4.

Ueber

Die Entwicklung der Kiemen der Najaden.

Inaugural-Dissertation
zur
Erlangung der Doktorwürde.

Verfasst und einer
Hohen Philosophischen Fakultät II. Sektion
der
Kgl. Bayer. Ludwig-Maximilians-Universität München
vorgelegt von

J. Voinea
aus Rumänien (Bukarest).

ACAD. LUGD. BAT. BIBL.

München 1903.
Druck von M. Ernst, Senefelderstrasse 4.

Gedruckt mit Genehmigung der Philosophischen Fakultät München.

Referent:

Professor Dr. Hertwig.

Frau Marie Ir. Pană

in Liebe und Dankbarkeit

gewidmet vom Verfasser.

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41549027_0059

Einleitung.

Beim Studieren der Literatur über die Entwicklung der Kiemen bei den Lamellibranchiern ist man erstaunt eine so beschränkte Anzahl von Autoren zu finden, die diesen Gegenstand speziell behandelt haben. Es gibt genug, die sich im allgemeinen mit der Entwicklung der Lamellibranchier beschäftigt haben, aber nur einen, der speziell die Entwicklung der Atmungsorgane studiert hat: Lacaze-Duthiers. Unter den Ersteren finden wir:

Lovén (1848), Quatrefages (1849), Oscar Schmidt (1854), Stephanoph (1865), E. Ray-Lankester (1875), Robl (1878), Hatschek (1881), Mitsukuri (1881), Horst (1883—84), E. Ziegler (1885), J. Wilson (1887), R. I. Jackson (1888), H. Doll (1889), P. Pelseuxer (1889) und Korschelt (1891).

Während Lacaze-Duthiers die Entwicklung des Kiemenapparates von seinem ersten Auftreten bis zum fertigen Zustand beim erwachsenen Tier verfolgt hat, haben die Andern sich zwar im allgemeinen mit der Entwicklung sämtlicher Organe

befasst, aber nur die ersten Phasen der Entwicklung der Kieme angegeben, ohne alle die Veränderungen zu verfolgen, welche die embryonale Kieme bis zu ihrer Fertigstellung zu durchlaufen hat. Jedoch muss ich unter diesen besonders nennen Lovén, Hatschek, Ziegler und Pelseuxer, welche einige Details über die Entwicklung des Kiemenapparates bei Montacuta, bei Teredo und bei Cyclas genauer angegeben haben, während die übrigen die Frage nur gestreift haben.

Aber noch mehr springt in die Augen, dass sich mit der Kiemenentwicklung bei Najaden noch niemand befasst hat, wenn man nicht etwa die Arbeit von Carus, über die Najaden, in „Actes des Curient de la nature“ XVI, 1832, zitieren will. Aber natürlich sind die Resultate von damals nicht mehr mit den Fortschritten der heutigen Wissenschaft in Einklang zu bringen.

Es war mir daher sehr angenehm, auf den Rat meines hochverehrten Lehrers Herrn Professors Dr. Hertwig, die Entwicklung der Kieme der Lamellibranchier, speziell der Najaden, zu studieren. Die Untersuchungen wurden ausgeführt an Anodonta piscinalis, sowohl an Larven im Parasitenstadium, wie auch an frei gewordenen Individuen von einer Länge von etwa einem Zentimeter.

Bevor ich mit der Beschreibung meiner Untersuchung beginne, ist es vielleicht nicht überflüssig eine kurze historische Uebersicht über die Literatur und die Resultate der bisherigen Autoren zu geben.

Literatur und Historisches.

Wie schon gesagt, ist es Lacaze-Duthiers, mein ehemaliger Lehrer an der Universität zu Paris, welcher die Entwicklung der Kieme bei den Lamellibranchiern vollständig studiert hat, und zwar an Mytilus edulis. Ich werde mich daher mit seinen Resultaten am Ende dieser Uebersicht beschäftigen. Befassen wir uns erst mit den Resultaten der anderen Autoren, welche wenigstens die erste Entstehung der Lamellibranchier-Kieme beschrieben haben.

Dem Datum nach ist der erste, der sich mit dieser Frage beschäftigt, Lovén. Jedoch werde ich zuerst die Resultate von Quatrefages erwähnen, und erst dann die Arbeit Lovéns: „Bidrag Lill Kännedomen om utvecklingen of mollusca acephala Lamellibranchiata.“ Quatrefages hat sich nur ganz allgemein mit der Entwicklung von Teredo beschäftigt und dabei unsere Frage nur gestreift. Bei dieser Gelegenheit sagt er: „Il s'est developpé dans ce point (dans l'amas des globules placés dans ce voisinage de la charnière) deux organes très singuliers: ce sont deux ouvertures placés à côté, l'une de l'autre et garnis d'un bourelet cilié. Les cils de l'un en s'agitant produisent

exactement l'effet d'une roue dentée en mouvement; ceux de l'autre ouverture n'offrent dans leur aspect rien de particulier. J'ai répeté cette observation sur plusieurs larves, et toujours j'ai trouvé cette différence.“ Alles, was wir über die Entwicklung der Muschelkieme wissen, beweist, dass Quatrefages hier von den Respirationsorganen spricht, ohne sie erkannt zu haben; und das ist sehr leicht zu verstehen, da die Entwicklung dieses Organs erst sehr spät beendigt ist, lange nach dem von Quatrefages studierten Stadium. Ja, noch mehr, er hat nach seiner Beschreibung nur die zukünftigen Kiemenspalten gesehen, aber er weiss nichts über die Entstehung der Kieme selbst.

Wenn wir nun übergehen zu der Studie von Lovén über Montacuta, soweit sie die Kiemenentwicklung betrifft, ist man erstaunt über die Beobachtungsgabe dieses grossen Naturforschers. Er ist der Erste, der die wirkliche Entstehung der Kieme zeigt, obwohl ihm die Instrumente fehlten, deren wir uns heute bei unseren Untersuchungen bedienen. Noch mehr. Er zeigt, dass die Kieme ihren Ursprung nimmt von einem Wulst an der hinteren Hälfte des Mantels, und er vermutet als erster unter allen Autoren, dass dieser Wulst hohl sein könnte. Dieses ist sehr wichtig, denn diese Cavität wird zum interlamellären Hohlraum. Dieser wurde später von Lacaze-Duthiers in seiner Studie über die gemeine Miesmuschel auf ganz andere Art interpretiert — ich werde am Ende dieser Arbeit zeigen, dass diese Interpretation nicht

richtig ist, zum mindesten, wenn man nicht annehmen will, dass sich der interlamelläre Hohlraum bei verschiedenen Muscheln auf verschiedene Weise bildet. Der grösseren Deutlichkeit halber zitiere ich den ganzen Teil der Arbeit Lovéns, der sich auf die Entwicklung der Kieme bezieht:

»Les branchies sont chez tous (les embryons des Acéphales Lamellibr.) plus ou moins developpées; nous avons remarqué chez la Montacuta qu'un cordon délié offrant trois renflement sensibles sort de la paroie postérieure du manteau et se perd bientôt sur le foie; et je présume que c'est là le premier rudiment des branchies. Dans la fig. 116 elles manquent complètement; car il est difficile de les retrouver dans ce corps oblong, transparent, fresque, vesiculeux, qui paraît derrière la bouche et dont la nature m'est resté inconnue jusqu'à présent. — Mais dans la fig. 113 J. on voit sortir du manteau en faisant des anses un cordon allongé, renflé par intervalles (peut être creux) et qui est regulièrement contourné en quatre arcades, dont la dernière va se perdre confusément derrière l'oesophage.

»Dans la fig. 111 J. on voit le même organe, mais il est ramassé en anses arrondies. Si nous passons à la fig. 107 J. nous voyons ces anses sortir du bord du manteau et gagner ou augmenter de volume. Peut-être les lobes arrondis sortant du bord du manteau ne sont-ils qu'une anse imparfaite; quant aux anses suivantes, elles sont distinctes, mais disposées de telle

sorte que leur ouverture ne paraît pas complète. Les troisième et quatrième sont très évidentes; ces dernières se perdent dans un pli au dessous de la bouche, sortant du bord postérieur du manteau jusqu'aux environs de la partie autérieure où elles se fixent. Dans cette partie leur ouverture est manifeste au centre; elle est garnie intérieurement de cils serrés, developpés, ressemblant à un repli, quand ils sont en repos, ou déterminant des nuages ondulents, comme des vagues, quand ils sont en mouvement..... On ne peut pas douter, que ces grands organes, ne soient des branchies, quoique cependant je n'aie jamais pu me convaincre qu'il y en eut de chaque côté; car je n'ai jamais constaté qu'un seul pli, bien que j'aie cherché les cils intérieures pour découvrir la série interne des branchies . . . . . Nous avons, si je ne me trompe, vu la première formation des branchies, nous en savons assez pour être sûrs qu'elles se montrent sous la forme d'un cordon fin, renflé à certains intervalles; que ces renflements se contournent plus tard en anses, qui s'allongent de plus en plus et sur lesquelles se developpent les cils vibratils.«

Von diesem Zitat aus Lovéns Werk, betone ich nun einmal die Vermutung, dass vielleicht der Strang aus dem die Kiemen hervorgehen, hohl sein könnte, was ich durch die Resultate meiner Untersuchungen als richtig erweisen werde.

Wenn Lovén die Vorteile unserer heutigen Untersuchungsmethoden besessen hätte, wenn er die Schnitt-

methoden hätte anwenden können, sicherlich wäre seine Vermutung betreffs des hohlen Stranges zur Gewissheit geworden, und auf diese Weise hätte er eine andere Erklärung geben können, sowohl für die Entstehung der Kiemenspalten, als auch der Kiemenfäden, und er hätte nicht den Vorwurf auf sich geladen, den ihm später Lacaze-Duthiers machte, dass er die Entstehung der Kiemenblätter nicht erklärt hätte; denn, wie man am Ende meiner Untersuchungen sehen wird, erklärt sich die Entstehung der interlamellären Cavität nur durch die Existenz des Lumens, das Lovén in der Anlage der Kiemen vermutet hat.

Durch die Schnittmethode haben Hatschek bei Teredo, Ziegler bei Cyclas die Existenz dieses Hohlraumes nachgewiesen und die Entstehung des Stranges erklärt. Vermittels derselben Methode bin ich auch zu Resultaten gekommen, die bis zu einem gewissen Punkt mit denen von Hatschek und Ziegler übereinstimmen, die mir aber noch Gelegenheit geben werden zu beweisen, dass Hatschek eine exakte Darstellung dessen gibt, was er gesehen hat, während Ziegler im Gegenteil Figuren gibt, die gar nicht im Einklang mit seiner Beschreibung stehen. Aber vorher müssen wir, um der chronologischen Ordnung der hierhergehörigen Arbeiten zu folgen, die Ergebnisse Lacaze-Duthiers kennen lernen.

Lacaze-Duthiers hat die Entwicklung der Kiemen bei der gemeinen Miesmuschel (Mytilus edulis) studiert. Seine Untersuchungen ergeben, dass die bei-

den Blätter derselben Kieme, das Aufsteigende und das Absteigende, auf verschiedene Weise entstehen. Das absteigende Blatt nimmt seinen Ursprung durch das Hervorknospen eines Höckerchens an einem Punkt, wo sich Mantel, Muskeln und Eingeweide vereinigen; dieses Höckerchen verlängert sich, ebenso wie die darauf folgenden Höcker und auf diese Weise werden sie zu Filamenten oder sogenannten Kiemenfäden. Die ventralen Enden dieser Fäden verschmelzen und die Zwischenräume zwischen ihnen, die mit Cilien besetzt sind, repräsentieren die Kiemenspalten. Im Gegensatze dazu entstehen die aufsteigenden Blätter jeder Kieme auf folgende Weise: indem die ventralen Spitzen der Filamente verschmelzen und von unten nach oben wachsen, bilden sie ein Blatt. Dieses Blatt zeigt in regelmässigen Zwischenräumen dünnere Stellen, die schliesslich ganz durchbrochen werden. Die Durchbruchstelle wird zu einer Kiemenspalte und braucht sich nur noch mit Cilien besetzen. Das absteigende Blatt wächst also von oben nach unten, das aufsteigende von unten nach oben, wenn man das Schloss, als auf der oberen Seite des Tiers liegend, betrachtet. Während bei dem ersten Blatt zuerst die Filamente entstehen und später oder zur selben Zeit die Spalten, ist es bei dem aufsteigenden Blatt umgekehrt der Fall: zuerst entstehen die Kiemenspalten und hierauf oder infolgedessen die Kiemenfäden. Da ich meine Untersuchungen nicht an Mytilus ausgeführt habe, kann ich die Behauptungen Lacaze-Duthiers' nicht

widerlegen, aber ich möchte folgende Bemerkungen machen:

I. Dass zwei Teile desselben Organs sich auf zwei verschiedene Weisen entwickeln — wie es hier für die zwei Blätter derselben Kieme der Fall ist — hat von vornherein wenig Wahrscheinlichkeit.

II. Nach meiner Ansicht hat Lovén die wahre Entstehung der Kieme gesehen; Lacaze-Duthiers hat die Untersuchungen an einem zu vorgeschrittenen Stadium begonnen, um die Entstehung der Kiemenfäden sehen zu können. Wie ich übrigens schon für Lovén bemerkt habe, hätte auch Lacaze-Duthiers eine andere Erklärung für die Entstehung der Kiemenblätter gegeben, wenn er damals die Schnittmethode gekannt hätte. Denn eine sonderbare Tatsache fällt sofort auf, wenn man die Arbeiten, die von Hatschek und Ziegler über unseren Gegenstand erschienen sind, gemeinsam betrachtet. Während für Hatschek und Ziegler, wie wir gleich sehen werden, ebenso wie für mich, die Entstehung der Kiemen bei den untersuchten Tieren stets eine und dieselbe ist, geben diejenigen, die die Schnittmethode nicht gekannt haben, wie Lovén und Quatrefages einerseits und Lacaze-Duthiers andererseits, verschiedene Erklärungen.

Zunächst scheint Eines festzustehen, denn es springt bei allen untersuchten Typen in die Augen: die erste Anlage der Kieme ist immer ein Strang,

und erst später treten Unterschiede auf. Denn was Lacaze-Duthiers bei Mytilus gesehen hat, muss ein späteres Stadium sein, d. h. die Höcker, die er als erste Anlagen der Kiemenfäden bezeichnet, entstehen eben auf diesem Strang, wie ich es auch für die innere Kieme der Najaden gesehen habe, während der Entstehungsmodus der äusseren Kieme bei den Najaden durchaus anders ist.

Ich beschliesse hier meine Bemerkungen zur Interpretation des Werkes von Lacaze-Duthiers und behalte mir vor im Laufe meiner Arbeit die Unzulässigkeit einiger seiner Ideen zu beweisen. Fehler, auf die übrigens zuerst Korschelt und Heider in ihrer „Vergl. Entwicklungsgeschichte der wirbell. Tiere" aufmerksam gemacht haben.

Ich komme nun auf die neueren Arbeiten von Hatschek und Ziegler.

Hatschek sagt in seiner Arbeit „Ueber Entwicklungsgeschichte von Teredo" nur wenige Worte über das Auftreten der Kieme; aber seine Feststellungen entsprechen den meinigen über diesen Punkt.

Er sagt: „.... in der Tiefe der Mantelhöhle eine verdickte Ektodermleiste, die zu Seiten des Rumpfes der Länge nach einer eigentümlichen ausgebuchteten Linie verläuft. Diese „Ektodermleiste" gehört der inneren Seite der Mantelduplikatur an. Wenn diese Falte bei ihrem Wachstum gegen ventrale Partie eine gewisse Grösse erreicht hat, erscheinen an ihren Seiten

Vertiefungen, die gegen einander vorrücken, und so zu „Durchbrechungen oder Kiemenspalten werden."

Hier finden seine Untersuchungen ihr Ende. Er sagt nichts mehr über die weitere Entwicklung und hat also keine Gelegenheit uns die sehr wichtige Phase der Bildung des interlamellären Hohlraums zu erklären. Aber man muss anerkennen, dass dieser Forscher uns die von ihm gesehenen Vorgänge richtig verstehen lässt.

Nicht so Ziegler. Seine Beschreibung des Entwicklungsmodus der Kiemen stimmt ganz und gar nicht überein mit den Zeichnungen, die er gibt. Denn wenn man auch annehmen kann, dass die Figur 30 in seiner Arbeit „Die Entwicklung von Cyclas Cornea Lam.", irgend eines der hierher gehörigen Stadien darstellt, ist die Figur 34 die er als einen Querschnitt durch die Vorige gibt, unverständlich, wenigstens wenn man sie nicht als Querschnitt der Kiemenfäden nimmt. Aber dies ist unmöglich wegen der Lage der anderen Organe, die wirklich quer geschnitten sind. Denn wenn die ektodermale Wand des Blattes sich von unten nach oben einfaltet und dies in gewissen Abständen der Länge der Kiemen folgend, können diese Falten nur an einem Horizontalschnitt durch das Tier gesehen werden; seine Zeichnungen beweisen daher das Gegenteil von seiner Beschreibung.

Lassen wir ihm selber das Wort:

„Vom unteren Rand des Kiemenblattes her faltet sich das äussere Ektodermblatt von Strecke zu Strecke

nach innen; die äussere Oberfläche des Kiemenblattes zeigt demgemäss vom Rand des aufsteigenden Kiemen; diese Einfaltungen steigen an der Kiemenfalte nach oben bis zu deren oberen Rand und dann noch etwas höher, so dass (wenigstens bei alten Embryonen) das obere Ende der Falte kuppenförmig in den Körper ein wenig hineinragt. Dann wächst am unteren Rand der Kiemenfalte eine kleine entsprechende Einfaltung des inneren Ektodermblattes derjenigen des äusseren Blattes entgegen; die auf einander stossenden Lamellen verschmelzen und so entstehen Durchbrechungen der Kiemenfalte in Form vertikaler Spalten Fig. 30."

Betrachtet man diese Beschreibung, so stimmen seine Resultate bis zu einem gewissen Grade mit den meinigen überein — aber die Fig. 34, die er gibt, um die Entstehung der Kiemenspalten und infolgedessen die der Kiemenfäden zu erläutern, bleibt unverständlich.

Mit den sehr wichtigen und sehr gewissenhaften Ausführungen von Korschelt und Heider in ihrer „Vergl. Entwickl.-Geschichte der wirbellosen Tiere" werde ich mich bei der Beschreibung meiner eigenen Untersuchungen beschäftigen — um so mehr, als sie, wenigstens zum Teil, die Zweifel beheben, die sie über die Behauptungen der Autoren aussprechen, die die Bildung des interlamellären Hohlraums durch ein Zurückkehren des inneren Blattes jeder Kieme nach oben erklären.

Die Resultate, zu denen die früheren Autoren gelangt sind, lassen sich in zwei Gruppen einteilen:

Die Einen geben als erste Anlagen der Kiemen Höckerchen aus, die sich zu Papillen, dann zu Filamenten auswachsen — (Dreissena, Ostrea, Mytilus). Die Andern setzen an diese Stelle eine Falte zwischen dem Fuss und dem Innenteil des Mantels, in dieser Falte bilden sich später die Kiemenspalten und dadurch die Kiemenfäden. Während also für die Ersteren die Kiemenspalten sekundär sind, sind für die Letzten im Gegenteil die Kiemenfäden sekundär und die Spalten treten zuerst auf.

Wie wir sehen werden, bilden sich die Kiemen der Najaden auf beide Weisen. Der Entwicklungsmodus der Innenkieme nähert sich dem von Lacaze-Duthiers für Mytilus angegebenen — aber nur für die erste Anlage — während die äussere Kieme fast auf die bei Cyclas und Teredo beobachtete Art entsteht.

Technik.

Die angewandte Methode ist sehr einfach. Die Tiere wurden immer in 2 % Sublimat fixiert. Die Dauer der Fixierung richtet sich nach der Grösse des Objekts. Die Embryonen von nicht mehr als einem Millimeter Grösse wurden 2 Stunden in der Fixierungsflüssigkeit belassen. Die Kleinheit der Objekte hätte vielleicht eine so lange Fixierung überflüssig gemacht, aber da die meisten ihre Schalen geschlossen hatten, geschah es mir öfters, dass Objekte, die weniger lang in der Sublimatlösung geblieben waren, bei der Färbung keine guten Resultate ergaben.

Für die grösseren Tiere von über 1 cm, sowie auch für die Larven, die sich als Parasiten auf den Flossen und der Haut von Fischen fanden, war nicht nur die Fixierungszeit länger, sondern bei den freien Tieren von 1 cm Grösse sah ich mich auch genötigt, zwischen ihre Schalenklappen ein Stückchen Holz einzuführen, um sie etwas offen zu halten.

Gefärbt wurde stets im Stück, niemals im Schnitt. Ich verwendete dazu Borax-Carmin, das mir ausserordentlich gute Resultate ergab; meine Arbeit machte mir die eine Färbung nötig. Da die sehr harte Schale mich verhindert hätte gute Schnitte zu erhalten, musste ich sie beseitigen, was für die grösseren Tiere (von

1 cm) ziemlich leicht war. Man nimmt die Muschel zwischen Daumen und Zeigefinger der linken Hand und öffnet sie mit der rechten, vermittelst eines spitzen Scalpels. Dies muss allerdings mit Vorsicht geschehen, da die Schale leicht bricht und man daher Gefahr läuft, die Gewebe zu zerreissen. Man tut daher besser das Vorder- und das Hinterende der Muschel zwischen den Fingern leicht zu pressen. Auf diese Weise klafft die Schale von selbst und man braucht nur mit dem Scalpel dem Mantelrande zu folgen, um ihn von seinen Anhängen und den Muskeln zu befreien, die ihn mit der Schale verbinden. Ist dies geschehen, so bleiben nur der vordere und der hintere Schliessmuskel. Um die Schale nicht zu verletzen, wobei Stückchen am Körper des Tieres hängen bleiben und am Schneiden hindern könnten, muss man mit dem Scalpel hauptsächlich gegen die Muschel und möglichst wenig gegen die Schale drücken. Auf diese Weise erhält man die Schale vollständig isoliert.

Viel schwieriger ist dies bei den Embryonen. Ihre Kleinheit (kaum 1 mm Länge) macht es fast unmöglich, sie in der Hand zu halten und die Schale abzulösen. In diesem Falle ist es am besten, sie zu entkalken. Hierzu bedient man sich folgender Methode: Nachdem man das Objekt aus der Fixierungsflüssigkeit in 70 % Alkohol gebracht hat, bringt man es in eine Lösung von salzsaurem Alkohol. Nach 24 Stunden ist die Muschel weich und lässt sich ohne jede Schwierigkeit schneiden, während sonst beim Schneiden alles zerreisst.

Beschaffung des Materials.

Das von mir verwendete Material scheidet sich in 2 Gruppen: 1. Larven, die ich selbst im Zoologischen Institut zu München aufgezogen habe, und 2. freie Tiere von 1 cm Länge, die im Freien gefunden wurden.

Bekanntlich verbleiben die noch nicht völlig entwickelten Anodontalarven, die „Glochidien", vom Momente des Auskriechens an im Interlamellärraume der Aussenkieme der Mutter. Bei den ersten Sonnenstrahlen des Frühjahrs, besonders bei schönem Wetter, verlassen sie diesen Zufluchtsort und tummeln sich im umgebenden Wasser herum. Wenn sie zu dieser Zeit irgend einen Fisch antreffen, speziell die Elritze, so heften sie sich mit den Haken ihrer kleinen Schalen an seiner Haut, seinen Kiemen oder besonders seinen Flossen an. Finden sie keinen Fisch, so gehen sie zu Grunde. Um die Anheftungsstelle wuchert das Epithel des Wirtes und bildet eine Art Cyste, in der die Larven ihre postembryonale Entwicklung vollenden, hier entwickeln sich die Organe des fertigen Tieres, speziell die Kiemen.

Da mich die Beschaffung des Materials viel wertvolle Zeit und beträchtliche Mittel gekostet hat, will ich diesen Teil meiner Arbeit möglichst eingehend be-

schreiben, um Denjenigen zu nützen, die sich mit derselben Frage, oder mit einer anderen bei demselben Material, den Najaden, beschäftigen wollen. Denn die Erfahrungen, die ich hiermit gemacht habe, vergessen sie nicht.

Bei den Larven, die die Mutter, oder vielmehr den Kiemenraum der Mutter verlassen haben, findet sich noch keine Spur der späteren Kiemen; ich musste also, um deren Entwicklung zu verfolgen, vorgeschrittenere Stadien haben. Und da man die Glochidien nach dem Verlassen des mütterlichen Kiemenraumes lebend nur noch als Parasiten auf Fischen fand, musste ich also, um Tiere im richtigen Alter zu finden, mit Anodontalarven infizierte Fische suchen und im Zoologischen Institut halten, oder Individuen, die die „Cyste" auf der Epidermis des Fisches nach der postembryonalen Entwicklung verlassen hatten, und die sich im Schlamm der Bäche und Teiche finden mussten, wo sich die Najaden gewöhnlich aufhalten.

Es ist mir einige Male gelungen, im Freien infizierte Fische zu finden, aber sehr wenig, höchstens drei oder vier, und die noch obendrein nur zwei oder drei auf ihnen — besonders an den Flossen — eincystierten Glochidien aufwiesen; im Schlamm habe ich niemals, trotz aller Mühe und obwohl ich oft in die Teiche hineingestiegen bin, ein einziges vollständig entwickeltes Glochidium gefunden; und ich zweifle, ob jemals jemand einen solchen Fund melden kann.

Der Grund ist sehr einfach: Nach dem Verlassen

des mütterlichen Kiemenraumes treibt sich die Larve, dem Zufall preisgegeben, im Wasser umher; findet sie einen Fisch, an dem sie sich festhängen kann, so hat sie Aussicht weiter zu leben, wenn nicht, so geht sie zu Grunde, mangels eines Wirtes, der ihr zu ihrer postembryonalen Weiterentwicklung dienen könnte, da sie während derselben nicht imstande ist, von ihren eigenen Mitteln zu leben.

Aber setzen wir den günstigsten Fall: Sie trifft im Momente des Ausschwärmens einen Fisch, hängt sich fest, wird von der Cyste umschlossen und entwickelt sich darin weiter. Beim Verlassen des Wirtes, der sie beherbergt hat, während sie nicht für sich selbst sorgen konnte, fällt sie auf den Schlamm des Grundes — aber wo? In der Nähe des Ortes, wo man Anodonten findet? Oder an ganz anderen Plätzen? Die Fische wechseln natürlich fortwährend den Platz, so dass man fast sicher ist, die Larve, wenn sie einmal ihr parasitisches Leben beendet hat, ganz und gar nicht in der Nähe der Mutter zu finden. Wo soll man also suchen? Setzt man sich in den Kopf, so junge Tiere im Schlamm zu finden, so heisst das nur seine Zeit vergeuden, wie es mir bei allem guten Willen geschehen ist.

Zu dieser Zeit gab mir mein hochverehrter Lehrer, Herr Prof. Dr. Richard Hertwig, den Rat, die Infektion von Fischen mit Glochidium im Zoologischen Institut zu versuchen.

Dies wird auf folgende Weise bewerkstelligt. Ein rundes, möglichst weites, eher niedriges als hohes Glas

wie man es in jedem Laboratorium findet, wird mit Brunnenwasser gefüllt. Nun nimmt man eine mit Larven gefüllte Anodonta und zwingt die Glochidien durch aus einer Pipette gespritztes Wasser aus der äusseren Kieme des Muttertieres herauszukommen; man sammelt sie in dem erwähnten Glase, in das man beliebig viele Fische, z. B. Phoxinus laevis, einsetzt. Im Verlaufe von 10 Minuten sind die Fische vollständig infiziert, nicht nur auf der Haut, sondern auch die Kiemen und besonders die Flossen sind dicht besetzt. Ich muss aber bemerken, dass eine zu starke Infektion der Flossen sie schädigt und daher den Fortgang der Untersuchung stört. Wenn die Larven sich in zu grosser Zahl auf den Flossen eincystieren, wird das Gewebe zerrissen und sie fallen heraus; andererseits behindert eine zu grosse Zahl an den Flossen die Bewegung der Fische, diese sterben und die Glochidien gehen mit zu Grunde.

Nach gelungener Infektion hat man 2 Faktoren Rechnung zu tragen, die der postembryonalen Entwicklung der Larven schaden könnten. Dies sind die Temperatur und die Parasiten, die sich gelegentlich auf Haut, Kiemen und Flossen der Fische finden können. Wenn der erste Faktor die Larven nicht tötet, dezimiert sie der zweite, und zwar so, dass auch eine sehr reichliche Infektion, z. B. 20 Larven auf einer Flosse, in 3—4 Tagen zerstört wird. Das Wasser wird trübe, und man findet massenhaft vernichtete Glochidien darin.

Die Temperatur hat nur eine retardierende oder beschleunigende Wirkung auf die Entwicklung. Bei winterlicher Temperatur brauchen die Glochidien wenigstens drei Monate zu ihrer Entwicklung innerhalb der Cysten Bei einer am 1. Februar 1901 angesetzten Infektion z. B., verliessen die Tiere den Wirt erst Ende April; das Wasser hatte während dieser Zeit eine Temperatur von + 8 Grad gehabt. Und wenn man bedenkt, dass die infizierten Fische krank werden können, sei es durch Infektion mit Pilzen, sei es mit anderen Parasiten, die die Glochidien vernichten, so wird man die Wahrscheinlichkeit einsehen, dass man nach einem solchen Zeitraum entweder tote Fische oder Fische mit toten Glochidien vorfindet.

Eine hohe Temperatur dagegen, bis zu 22—24°, wie es im Sommer vorkommt, beschleunigt die Entwicklung, zum grössten Vorteil der Untersuchung. So ergaben anfangs Juli 1901 angesetzte Infektionen bei einer mittleren Temperatur von + 20° in 12 Tagen Glochidien, die fähig waren, in der Freiheit zu leben. Diese schnelle Entwicklung hat den Vorteil, dass im Falle von Pilzinfektion die Fische noch nicht so rasch abgestorben sind, bevor die Larven ihre postembryonale Entwicklung vollendet haben. Und sogar wenn die Fische gelegentlich durch andere Parasiten infiziert sind, wie z. B. durch den Trematoden, Gyrodactylus elegans, der die Glochidien gierig verfolgt, bleiben noch einige lebende Larven zur Untersuchung übrig. Gegen diese verschiedenartigen Parasiten, die die Haut

der Fische bevölkern, besonders gegen Gyrodactylus elegans, den hartnäckigsten und schädlichsten, haben wir ein Mittel angewandt, dessen Kenntnis wir Herrn Prof. Dr. Hofer verdanken, und das man gradweise dem Wasser zufügt, in dem sich die noch nicht mit Glochidien infizierten Fische befinden, wo es sie vollständig von den Parasiten befreit.

Es ist dies Salyzilsäure in Lösung. Um die Fische nicht mit zu töten, stellt man eine Lösung von 5 gr Salyzilsäure in 2 l Wasser her. In 8 l Wasser (so viel enthielten meine Aquarien) gibt man 2000 ccm der Lösung, jedoch vorsichtshalber in fünf gleichen Teilen, die man in Zwischenräumen von je 1/2 Stunde zusetzt.

Endlich ist noch zu erwähnen, dass man die Fische erst drei Tage nach diesem Salyzilsäurebad mit Glochidien infizieren darf, da die letzteren sonst von dem Gift, das sich noch auf der Haut der Fische vorfindet, getötet werden könnten.

Eigene Untersuchungen.

Bei der Besprechung meiner Untersuchungen über die Entwicklung der Kiemen der Najaden, werde ich mich gewisser Ausdrücke zu bedienen haben, über deren Bedeutung man sich vorher verständigen muss, um Missdeutungen zu vermeiden. Ich werde daher zuerst den Bau der Kiemen des erwachsenen Tieres beschreiben.

Der respiratorische Apparat der typischen Lamellibranchier, wie z. B. der Najaden, kann kurz folgendermassen charakterisiert werden:

Wenn man den Körper des Tieres durch eine mediane dorsoventral verlaufende Ebene in zwei Teile geschnitten denkt — in unserem Fall also durch die Ebene des Fusses — so findet man auf jeder Seite dieser Ebene eine Kieme; der Atmungsapparat setzt sich also aus zwei Kiemen zusammen. Jede dieser Kiemen setzt sich zusammen aus zwei gefensterten Blättern: dem äusseren und dem inneren Blatt. Diese zwei Blätter ihrerseits bestehen wieder jedes aus zwei Lamellen: einer absteigenden Lamelle, und einer umgebogenen, dorsalwärts wieder aufsteigend. Als dorsal bezeichnet man dabei immer die Seite, wo sich das Schallenschloss befindet. Zwischen den beiden Lamellen

findet sich ein Hohlraum, den ich interlamellären Hohlraum nenne. Jede Lamelle setzt sich zusammen aus einer variablen Zahl von Filamenten, die senkrecht zur Längsachse der Kieme verlaufen. Ein Querschnitt durch den Körper des Tieres würde also die, die Kieme zusammensetzenden Filamente in ihrer ganzen Länge zeigen. Die Filamente sind von einander durch Oeffnungen, sogenannte Kiemenspalten, getrennt.

Die beiden Lamellen sind durch Anastomosen verbunden, die die Festigkeit des Organes erhöhen. Dies ganze Gewebe von Filamenten ist von Blutkanälen, in denen sich das Blut mit Sauerstoff belädt, durchzogen. Und jetzt gehe ich über zu den Resultaten meiner eigenen Untersuchungen: „Ueber die Entwicklung der Kiemen bei den Najaden".

Hierbei werde ich die beiden Blätter, das äussere und das innere gesondert zu betrachten haben, und zwar werde ich zuerst das innere Kiemenblatt behandeln, und dann auf die Beobachtungen kommen, die ich am äusseren Blatt machen konnte.

Der Grund hierfür ist der, dass ich, wegen eines Mangels an meinem Material, vom inneren Kiemenblatt nur die ersten Stadien der Entwicklung geben kann, während ich vom äusseren Blatt sowohl die Entstehung als auch die späteren Entwicklungsstadien beschreiben werde.

Entwicklung des inneren Kiemenblattes.

Zu dieser Untersuchung habe ich Larven, d. h. Glochidien während ihres parasitischen Lebens, also während sie auf der Haut oder den Flossen von Fischen schmarotzen, verwendet. Von Tieren in diesem Stadium, habe ich sowohl Quer- als Sagittalschnitte gemacht. Ich bemerkte dabei, dass die Kiemen sich lange vor der Entwicklung des Herzens zu entwickeln beginnen, d. h. zu einer Zeit, wo die Larve noch nichts besitzt als das Lokomotionsorgan, das ihr zu dieser Zeit noch zu nichts dient, und das Ernährungsorgan, den Darmkanal. Erst im Verlaufe der Kiemenentwicklung tritt das Herz auf. Wir sehen also auch hier sich dieses Hauptgesetz der Physiologie erfüllen: dass die Entstehung des Herzens durch das Vorhandensein der respiratorischen Organe bedingt ist.

Ist die Infektion der Fische mit Glochidien im Juli, also bei einer mittleren Temperatur von 18^0—22^0 ausgeführt worden, so treten etwa am zehnten Tage die Kiemen oder vielmehr die ersten Rudimente der Kiemen auf; im Winter bei einer Temperatur von 10^0—11^0 geschieht dies ungefähr am achtzehnten Tage des parasitischen Lebens.

In beiden Fällen ist die erste Anlage des Atmungsorganes eine Epithelverdickung der äusseren Wand der Mantelhöhle, oder genauer gesagt, eine Verdickung des Epithels der inneren Mantelwand. (Fig. V.)

An einem Sagittalschnitt findet sich diese Stelle da, wo der Mantel, der Muskel und die Eingeweide zusammentreffen, d. h. in dem Winkel, den die dorsale Linie des Körpers mit der hinteren Biegung des Mantels bildet. (Fig. II.)

Auf einem vorgeschritteneren Stadium (Fig. VI) wächst diese Epithelverdickung in die Mantelhöhle hinein. In diesem Stadium zeigt sich die Kiemenanlage, von der Seite gesehen, als ein Strang, wie es Lovén für Montacuta beschrieben hat, sowie Ziegler und Hatschek für Cyclas und Teredo.

An den Querschnitten, die ich abbilde, sieht man dass dieser Strang hohl ist, und dass dieser Hohlraum durch die oben erwähnte Ausstülpung der Epithelverdickung entstanden ist. (Fig. VI.) Dies ist um so richtiger, als man die Epithelverdickung, die nichts anderes ist, als ein Wachstum der Zellen, selbst am Grunde der Ausstülpung bemerkt, d. h. an der Spitze gegen die Mantelhöhle zu (Fig. VI), an dem Punkte, wo das absteigende Epithel wieder nach oben zurückkehrt.

Indem sich diese Ausstülpung gegen die Ventralseite des Tieres zu verlängert, wird sie zu einer Art von Blatt, das in seinem Innern einen Hohlraum enthält (Ev. ép. Fig. VI), das Lumen der Ausstülpung,

das warscheinlich dem interlamellären Hohlraum des erwachsenen Tieres gleich zu setzen ist.

Da mir leider die älteren Stadien fehlen, — es gelang mir trotz aller Sorgfalt nicht, die Tiere am Leben zu erhalten — ist es mir, wenigstens jetzt, unmöglich anzugeben, durch welcherlei Veränderungen dieses aus einer Epithelverdickung an der Innenseite des Mantels entstandene Blatt zu den Kiemenlamellen mit ihrem interlamellären Hohlraum wird.

Gegen die Mitte des parasitischen Lebens, also im Sommer, etwa am 12. Tage, erscheinen die Kiemenfilamente; sie entstehen durch die Einkerbungen an dem Strang, der die erste Anlage der Kieme bildet. Diese Einkerbungen fangen an der ventralen Partie des Stranges an und steigen gegen den Grund der Mantelhöhle an; sie begrenzen die Kiemenfilamente. Diese Filamente hat Lacaze-Duthiers bei Mytilus edulis gesehen. Im Moment, wo die Anodontalarven ihren Wirt verlassen, besteht ihr ganzer Respirationsapparat aus drei dieser Filamente, wie man dies sehr schön an einer Flächenansicht (Fig. I) und auch an einem Sagittalschnitt (Fig. II) sieht. Dieser Bildungsmodus ist so evident, dass man sogar an Fig. I (bei c) die Leiste persistieren und mit fortschreitender Entwicklung solche neue Filamente bilden sieht. Am Sagittalschnitt (Fig. IV) durch ein 29 Tage altes Individuum, das 22 Kiemenfilamente besass, (Fig. III c) sieht man denselben Strang (Leiste) ein wenig verdickt, so dass er ein Blatt bildet, wie er

immer in gewissen Zwischenräumen an seiner Hinterseite durch Einkerbungen kleine Filamente entstehen lässt. Jedes dieser Filamente besteht aus einer bindegewebigen Achse, die aus dem Mesoderm entstanden ist, die im Innern ein Lumen enthält, in dem die Flüssigkeit zirkuliert und aussen von einem ektodermalen Epithel umhüllt ist. Im allgemeinen ist es dieselbe histologische Struktur, die schon Pelseneer beschrieben hat.

Dieser Bildungsmodus der Filamente erinnert an die Entwicklung desselben Organs bei Mytilus edulis, wie ihn Lacaze-Duthiers beschreibt.

Wie bei den Najaden findet man auch bei den Embryonen von Mytilus Filamente. Eine Differenz besteht nur darin, dass Lacaze-Duthiers die Existenz des Stranges aus dem die innere Kieme entsteht, nicht zugibt; dessen Existenz kann jedoch nicht in Zweifel gezogen werden. Um sich zu überzeugen, braucht man nur die Fig. I und IVc und V ep. ep. zu betrachten. Während für Lacaze-Duthiers die Filamente wie kleine Höcker am Grunde des Mantels entspringen, ist für mich ihr Ursprung bei den Najaden ein ganz anderer: sie entstehen durch Einkerbungen am Ursprungstrange.

Bis hierher hatte ich gar keine Schwierigkeit diese Tatsachen festzustellen. Aber die Weiterentwicklung, d. h. der Uebergang dieser Filamente in die ausgebildete Kieme, ist schwieriger zu zeigen, da es mir an Stadien fehlte.

Die Entwicklung des äusseren Kiemenblattes beweist, dass auch für die Kiemen, wie für die ganze Organisation der Najaden, die Entwicklung eine abgekürzte ist — wie ich schon hervorgehoben habe — und dass in diesem Falle die physiologischen Bedürfnisse des Tieres es zwingen, diese Organe schneller hervorzubringen, als es möglich wäre, wenn die Filamente sich nach oben zurückkrümmen, um eine grössere Respirationsfläche und damit den interlamellären Hohlraum hervorzubringen. Man darf nicht aus dem Auge verlieren, dass das Larvenleben im Kampf ums Dasein Nachteile im Gefolge hat. Diese noch nicht fertig entwickelten Tiere sind den äusseren Einflüssen preisgegeben und gezwungen, sich ihnen, häufig mit noch ganz unvollständigen Organen, anzupassen. Obendrein müssen sie nicht nur ihre Oekonomie im Gleichgewicht erhalten, sondern sogar noch fortwährend vervollkommnen, bis sie den völlig ausgebildeten Zustand erreicht haben. Diese ungünstigen Umstände sind schuld, dass die Entwicklung der einzelnen Organe möglichst beschleunigt werden muss, und dass nicht gewartet werden kann, bis die Kiemenfäden nach oben bis an die Kiemenbasis zurückgekehrt sind, um die Atmungsfläche den Bedürfnissen des Tieres entsprechend zu vergrössern. Diese vergrösserte Respirationsfläche wird bei den Najaden, diesen so hochorganisirten Tieren, mit einem Schlage erreicht, wie ich es für das äussere Kiemenblatt zeigen werde.

Aber wenn es mir leider wegen Mangels an Ma-

terial unmöglich war, an der inneren Kieme zu zeigen, wie die Filamente entstehen, wie diese die Lamellen bilden, die Lamellen die Kiemenblätter und auf welchem Wege die Kiemenspalten auftreten, konnte ich glücklicherweise alle diese Prozesse an der äusseren Kieme verfolgen. Ich muss bei dieser Gelegenheit daran erinnern, dass die Beschaffung des Materials nicht nur mir, sondern auch dem Personal des Laboratoriums viel Zeit gekostet hat, und ohne die Fürsorge Herrn Prof. Dr. Hertwigs wäre ich nicht in der Lage gewesen, die Arbeit sobald zu beenden.

Das Material, das mir zum Studium der Entwicklung der äusseren Kieme gedient hat, bestand in freien Individuen von ca. 1 cm Länge, die der Assistent Herr Dr. Scheel gefunden hatte. Ich gestatte mir an dieser Stelle ihm meinen verbindlichsten Dank auszusprechen.

Entwicklung des äusseren Kiemenblattes.

Wie oben erwähnt, hatten die hier verwendeten Tiere eine Länge von 1 cm. Sie wurden im Teich von Wolfratshausen, in der Nähe des Starnbergersee's im September 1902 gefunden. Sie besassen in diesem Alter bereits das vollständig ausgebildete innere Kiemenblatt, mit ab- und aufsteigender Lamelle. Ich studierte die Kiemen erst bei durchfallenden Licht am lebenden Tier, später am gefärbten, in Nelkenöl.

Hierauf löste ich die äussere Kieme, die mich allein interessierte, ab. In allen Fällen konstatierte ich, dass sich die Anlage des äusseren Kiemenblattes in diesem Stadium als ein Strang die ganze Länge des Tieres parallel der Basis der inneren Kieme hinzieht. An der Vorderseite ist dieser Strang nicht mehr als 1 mm breit, in der Mitte 2 bis höchstens 3 mm.

Gegen die Mitte der Länge des äusseren Kiemenblattes, sieht man die Filamente schon gebildet; aber wenn man das vordere Ende betrachtet, gewinnt man einen anderen Eindruck; zuerst gewahrt man undeutlich dunkle und helle Partien mit einander abwechseln. Mit der Zeit konstatiert man, dass die runden helleren Partien den Stellen entsprechen, wo sich an den älteren Teilen des Kiemenblattes die Kiemenspalten finden

(f. br. Fig. XVII) während die dunkleren Stellen den Plätzen entsprechen, wo die Branchialfilamente entstehen müssen (Fil. br. Fig. XVII). Offenbar hatte ich Glück gehabt und gerade die günstigsten Stadien erhalten. Nachdem ich an dem gefärbten Kiemenblatt in Nelkenöl noch andere Details wahrgenommen hatte, haben Quer- und Sagittalschnitte noch weiter gefördert. Ich gehe nun zur Beschreibung dieser Schnittpräparate über.

An Querschnitten durch die vordere Partie des Blattes sieht man, dass es die Form eines sehr kurzen Stranges hat. Dieser Strang (Fig. VII, VIII [c]) ist nichts anderes als ein Epithel-Auswuchs oder besser eine Ausstülpung der inneren Mantelwand, seitlich von der Basis, und gegenüber dem Anheftungspunkt des inneren Kiemenblattes. Man bemerkt dies auf den ersten Querschnitten, die den oben erwähnten Strang getroffen haben.

Je mehr die Schnitte sich dem hinteren Teil der Kieme nähern, um so grösser wird der Vorsprung. An einem vom Vorderende des Stranges nicht mehr als 50 μ entfernten Punkte sieht man wie das ausgestülpte Epithel sich gegen den Mantel zu einstülpt. (Fig IX inv.) Zwei oder drei Schnitte von diesem Punkt entfernt, löst sich diese Einstülpung vom Rest des Epithels los, und es resultiert im Innern des Stranges, d. h. des erwähnten Epithelauswuchses, ein Lumen, das durch Verwachsung der beiden Enden des eingestülpten Teiles geschlossen wird. (Fig. X, XI, XII, XIII cav. int.) Dieses Lumen stellt wie man gleich sehen wird, den inter-

lamellären Hohlraum des äusseren Kiemenblattes dar. Wie man sieht, sind wir hier weit entfernt von der Erklärung, die Lacaze-Duthiers, für die Entwicklung des äusseren Kiemenblattes bei der Mytilus gab. Nach ihm war der interlamelläre Hohlraum das Resultat einer Art von Umbiegung der ventralen Enden jedes Kiemenfilamentes nach oben, gegen das Schalenschloss zu, während hier, bei Anodonta, dieser Hohlraum durch die Invagination des inneren Mantelepithels entsteht. Hier entsteht durch diese Einstülpung der Hohlraum und zugleich die beiden Lamellen, die absteigende und die aufsteigende. (Fig. XIII f. d. f. r.)

Bis hierher konnte ich die Bildung des interlamellären Hohlraumes verfolgen, der, wie man sieht, dem Lumen entspricht, das Lovén im Ursprungsstrange der Kieme bei Montacuta vermutete.

Wir werden nun sehen, wie sich an diesem Strang, der durch die oben erwähnte Einstülpung, zu einem Blatt mit 2 Wänden geworden ist, die Kiemenfilamente und -Spalten bilden. An Sagittalschnitten durch das Vorderende des äusseren Kiemenblattes (Fig. XVII b) sieht man zuerst einen kleinen Strang, dessen Fortsetzung ein Blatt ist, das nur aus hier und dort zerstreuten Zellen besteht. In diesem Blatt sehen wir bewimperte Oeffnungen, welche die an ihren ventralen Enden verbundenen Filamente von einander trennen. Wie sind nun diese bewimperten Oeffnungen entstanden?

Ich konnte ihre Entstehung immer an Querschnitten verfolgen. Nicht weiter als 30—40 μ entfernt von dem

Entstehungsorte der Einstülpung, die den interlamellären Hohlraum bildet, bemerkt man zwei neue Einstülpungen die nun an den Wänden der beiden Lamellen entstehen, zwischen denen die erste Invagination auftrat. Diese Einstülpungen (Fig. XIV ein.) der Lamellen sind gegen einander gerichtet; in einem gegebenen Moment berühren sie sich am Treffpunkte, verdünnen die aneinander stossende Wände, und es entsteht eine Spalte, die quer durch das ganze Kiemenblatt geht. Ist die Spalte einmal entstanden, so grenzen sich die Filamente um sie herum durch eine Aufreichung der Zellen ab. (Fig.XVII.)

Wie man sieht, entstehen diese in Zwischenräumen sich wiederholenden Durchbohrungen des Kiemenblattes ebenso, wie es Ziegler für Cyclas zeigt (mit der Einschränkung, die ich schon gemacht habe) und Hatschek für Teredo.

Bevor ich zur Zusammenfassung der Resultate schreite, zu denen mich meine Untersuchungen geführt haben, muss ich darauf hinweisen, dass nach der Interpretation Lacaze-Duthiers, von der Kiemenentwicklung bei Mytilus sich zuerst die Kiemenfilamente bilden, und dass die Kiemenspalten, dann die Kiemenlamellen erst später entstehen. Hier — beim äusseren Kiemenblatt — entsteht im Gegensatz dazu erst das ganze Blatt und die Filamente sind spätere Bildungen, sozusagen eine Folge der Durchbohrungen des Blattes. Dies beweist, dass Lacaze-Duthiers seine Untersuchungen begonnen haben muss, als die Branchialfilamente schon gebildet waren.

Ich will seinen Angaben nicht widersprechen, da ich nicht über dasselbe Tier gearbeitet habe; aber er hat sicher unrecht, wenn er die Umbiegung der Filamente nach oben als allgemeines Gesetz aufstellt.

Fassen wir die Entwicklung des äusseren Kiemenblattes zusammen, so geht sie auf folgende Weise vor sich:

1. Auftreten eines epithelialen Vorsprungs in die Mantelhöhle hinein, gebildet durch die innere Mantelwand an der Basis des inneren Kiemenblattes.
2. Durch Einstülpung des Epithels dieses Vorsprungs, Bildung eines Hohlraums, der das Ganze in ein aus zwei Lamellen bestehendes Blatt verwandelt.
3. In Zwischenräumen Durchbohrungen der beiden Lamellen. Entstehung der Kiemenspalten.
4. Hierdurch Bildung der Filamente, die die Spalten begrenzen.

Schliesslich: das innere wie das äussere Kiemenblatt entstehen durch eine Epithelverdickung an der Basis des Mantels und an der Mantelwand. Ich habe die weitere Bildung des äusseren Kiemenblattes beschrieben; in der Folge will ich mich noch mit der Weiterentwicklung des inneren Blattes beschäftigen.

Schluss.

Wenn man einen Blick auf die Resultate wirft, zu denen die Autoren, die sich mit der Entwicklung der Lamellibranchier-Kiemen beschäftigt haben, gekommen sind, bemerkt man, dass diese Bildung auf zwei verschiedene Weisen vor sich gehen kann:

1. Entweder treten die Kiemen in der Form einer Papille auf;
2. oder ihre erste Anlage ist ein Blatt.

Der erste Entwicklungsmodus ist charakteristisch für:

Pecten (beschrieben durch Jackson)
Montacuta (Lovén),
Pisidium (Ray Lankester),
Dreyssenia (Weltner W. und Meysenheimer),
Ostrea (Horst R.),
Mytilus (Lacaze-Duthiers).

Der zweite für:

Teredo (Hatschek) und
Cyclas (Ziegler).

Nach welchem von beiden Prinzipien sich die Kiemenentwicklung der Najaden abspielt kann nicht zweifelhaft sein: Es ist das zweite. Man konnte dies von vorneherein erwarten, denn alle drei Gattungen, Cyclas, Teredo und Anodonta, gehören zu den höchst-

stehenden Familien der Muscheln, und zeigen daher in ihrer Organisation nichts Primitives, während die Tiere, deren Kiemen sich nach dem ersten Modus aus Papillen entwickeln, sich mehr dem primitiven Typus der Lamellibranchier nähern, den Protoconchen, wie z. B. Nucula, deren Kiemen bekanntlich wirkliche Faden- oder Kam-Kiemen sind; d. h. sie bestehen auf jeder Seite des Fusses aus einer Epithelfalte des Mantels, und an jeder Seite derselben wieder inserieren Blätter oder hohle Filamente als Ausstülpungen der Achse.

Dieses Stadium zeigen die Najaden nur während des Larvenlebens, und auch nur für das innere Kiemenblatt; das äussere erscheint schon von Anfang an als das blattartige Gebilde des erwachsenen Tieres; es zeigt sich daher auch in der Jugend nicht mehr als eine Protoconchen-Kieme.

Der zweite Punkt, auf den ich aufmerksam machen will, ist, dass den Najaden die Kiemenlamellen niemals nach oben hin zurückkehren, um den interlamellären Hohlraum hervorzubringen, wie dies Lacaze-Duthiers für Mytilus beschreibt. Der Hohlraum nimmt den ganz anderen schon beschriebenen Ursprung: Korschelt und Heider haben vollständig recht, wenn sie in ihrer „Vergl. Entwickl.-Geschichte der wirbell. Tiere“ einen derartigen Vorgang bei der Bildung des interlamellären Hohlraums in Zweifel ziehen, wie ihn Lacaze-Duthiers behauptet.

Tafel-Erklärung.

M. ant = vorderer Adductor.
m. post = hinterer Adductor.
T. = Fuss.
Coq. = Schale.
bv. d. coq. = Ventraler Rand der Schale.
Fil. branch. = Kiemenfäden.
C = Leiste (Strang).
fent. br = Kiemenspalten.
Cr = Schloss.
Est = Magen.
Cav. pal = Mantelhöhle.
fd. = absteigendes Blatt.
f. r. = aufsteigendes Blatt.
Ep. ep. = Epithelverdickung.
Ev. ep. = Epithelausstülpung.
inv. = Einstülpung.
Cav. int = interlamellärer Hohlraum.
E in = Epitheleinkerbung.

Fig. I. Junges Tier von oben geschen, am ersten Tage des freien Lebens. Es zeigt nur drei Branchialfilamente.

„ II. Dasselbe Tier, Sagittalschnitt.

„ III. Junges Tier am 29. Tage des freien Lebens, mit 22 Kiemenfäden, von der rechten Seite gesehen.

„ VI. Sagittalschnitt durch das Hinterende der Kiemenregion desselben Tieres.

„ V. Querschnitt durch ein eincystiertes Tier.

„ VI. „ „ dasselbe.

„ VII. Querschnitt durch ein 1 cm langes Tier.

„ VIII—XVI. Querschnitte durch den vorderen Teil der Kieme desselben Tieres.

„ XVII. Sagittalschnitt durch den vorderen Teil der Kieme eines ebenso grossen Tieres.

Literaturverzeichnis.

1. Barrois, Th. Note sur l'embryogénie de la Moule commune (Mytilus edulis) Bull. scientifique du Département du N. de la France. 2e. serie, 2e. année 1880.
2. Blochmann, F. Eine freischwimmende Muschellarve im süssen Wasser. Biol. Centr.-Blatt. 11. Bd. Aug.-Heft 1891.
3. Braun, M. Postembryonale Entwicklung der Najaden. Nachrichtsblatt der Deutschen Malakozoolischen Gesellschaft Frankfurt a. M. 19. Jahrg. 1887.
4. Braun, M. Postembryonale Entwicklung von Anodonta, Zool. Anz. 1. Jahrg. 1878.
5. Brooks, W. K. The developement of the oyster. Studies from the biol. Lab. John Hopk. Univ. Baltimore. Vol. I. 1880.
6. Flemming, W. Studien in der Entwicklungsgeschichte der Najaden. Sitz.-Ber. der k. Akad. Wiss. zu Wien. Math.-Nat. Kl. 51. Bd., 3. Abt. 1875.
7. Forel, F. A. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Najaden. Med. Inaug.-Dissert. Univers. Würzburg. 1867.
8. Goette, A. Bemerkungen über die Embryonalentwicklung der Anodonta piscinalis. Zeitschrift für wiss. Zoologie. 52. Bd. 1891.
9. Hatschek, B. Ueber Entwicklungsgeschichte von Teredo. Arb. Zool. Inst. Univ. Wien. 3. Bd. 1881.
10. Horst, R. On the developement of the European oyster (ostrea edulis). Quart. Journ. Mier. Sc. Vol. 22. 1882.

11. Horst, R. Embryogénie de l'huître (ostrea edulis). Tijdschrift der Nederlandtsche Dierkundiege Vereenigung. Supplement Deel I. 1883—84..
12. Jackson, R. T. The developpement of the oyster with remarks on allied genera. Proced. Bost. Soc. Nat. Hist. Vol. 23. 1888.
13. Jhering, H. v. Ueber die Ontogenie von Cyclas und die Homologie der Keimblätter bei den Molusken. Zeitschr. f. wiss. Zool. 26. Bd. 1876.
14. Korschelt, E. Ueber die Entwicklung von Dreissena polymorpha. Pallas. Sitz.-Ber. Gesellsch. Naturforsch.-Freunde. Berlin. Juli-Heft. 1891.
15. Lacaze-Duthiers, H. Mémoirs sur le developpement de branchie des Mollusques acéphale. Lamellibr. Ar. Sc. Nat. 5e. serie Zol. T. V.
16. Leydig, F. Mitteilung über den Parasitismus junger Unioniden an Fischen in Noll: Der Main etc. Tübing. Inaug.-Dissert. Frankf. a. M. 1866.
17. Lovén, S. Beiträge z. Kenntnis der Entwicklung der Mollusca acephala Lamellibr. Aus den Abhandl. der k. Schwed. Akad. Wiss. 1848. Im Auszug übers. vom Verf. Stockh. 1879.
18. Ménégaux, M. Sur la branchie chez les Lamellibranches et sur la Comparaison avec celle des Scutibranches. Bull. Société Philomatique de Paris. 8e. serie. T. I. 1888—89.
19. Mitsukuri, K. On the structure and significance of some aberrant forms of Lambellibr. gills. Quart. Journ. mier. Sc. Vol. 21. 1881.
20. Pelseuxer, P. Contribution à l'étude de Lamellibr. Arch. Biol. T. XI. 1891.
21. Quatrefages, M. A. de. Mémoires sur l'embryogénie des Terets (Teredo). Ar. Sc. Nat. 3e. serie. Zool. T. II. 1849.
22. Rabl, C. Ueber die Entwicklungsgeschichte der Maler-Muschel. Jena. Zeitschr. für Naturw. 10. Bd. 1876.
23. Schierhols, C. Zur Entwicklungsgeschichte der Teich- und Flussmuschel. Zeitschr. f. Wiss. Zool. 31. Bd. 1878.
24. Schierhols, C. Zur Entwicklungsgeschichte der Teich- und Flussmuschel. Berlin 1878.
25. Schierhols, C. Ueber die Entwicklung der Unioniden. Denkschr. k. Akad. Wiss. zu Wien, Math.-Naturw. Kl. 45. Bd. 1889.

26. Schmidt, F. Beitrag zur Kenntnis der postembryonalen Entwicklung der Najaden. Arch. f. Naturg. 51. Jahrg. 1885.
27. Schmidt, Oscar. Ueber die Entwicklung von Cyclas caliculata. Arch. f. Anat. u. Phys. 1854.
28. Weltner, W. Zur Entwicklung von Dreissensia. Zool. Anzeig. 14. Jahrg. 1891.
29. Wilson, John. On the developement of the common Mussel (Mytilus edulis). Fift Annual Report of the Fischery Board for Scotland. Edinburgh 1887.
30. Ziegler, E. Die Entwicklung von Cyclas cornea Lam. Zeitschr. f. wiss. Zool. 41. Bd. 1885.

Fig. I.

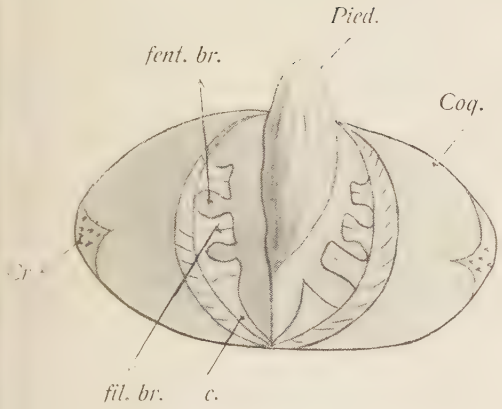


Fig. II.

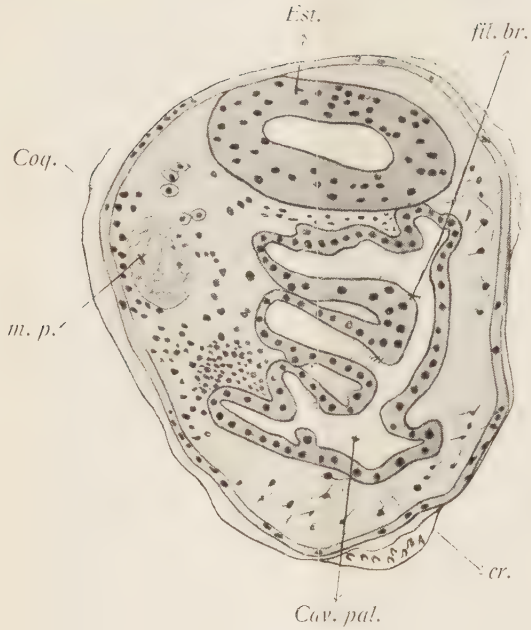


Fig. III.

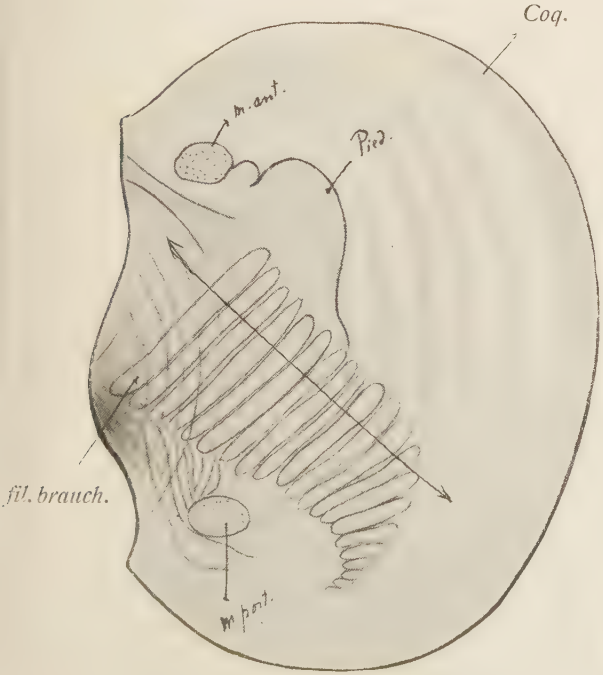
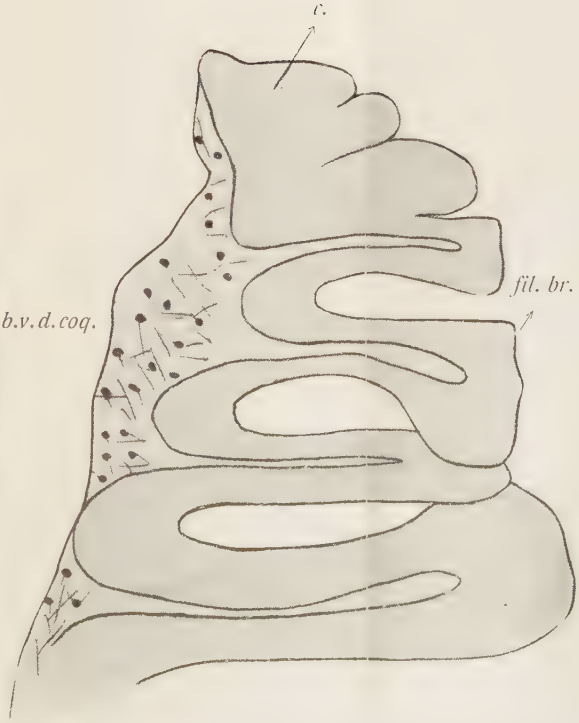


Fig. IV.



Voinea gez.

Fig. V.

Fig. VI.

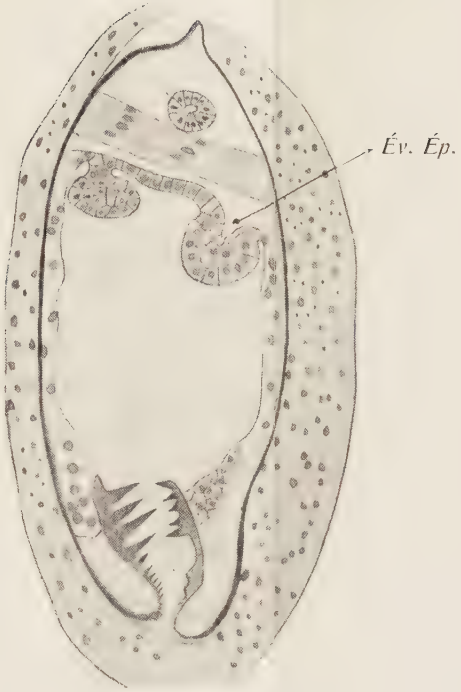


Fig. VII.

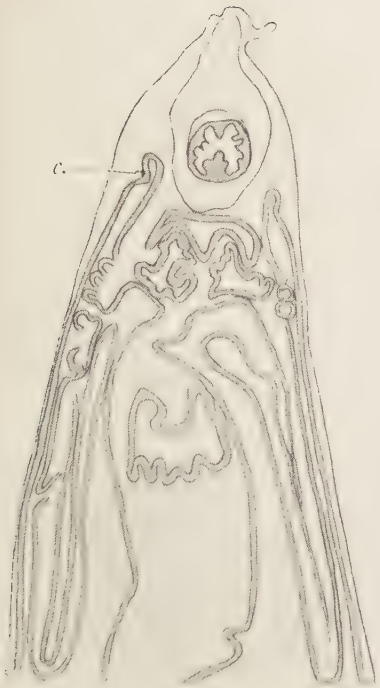


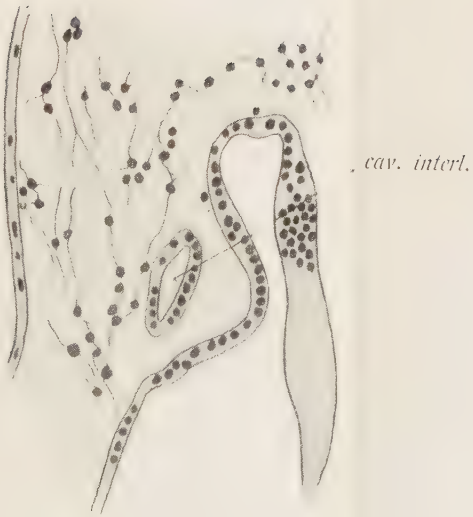
Fig. VIII.

Fig. IX.

Fig. X.

Fig. XI.

Fig. XII.



Voinea gez.

Fig. XIII.

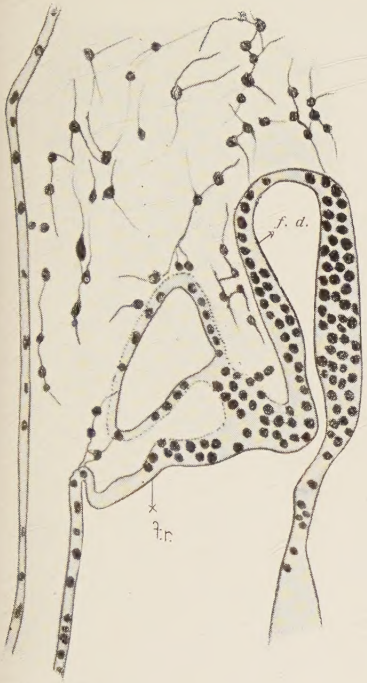


Fig. XIV.

Fig. XV.

Fig. XVI.

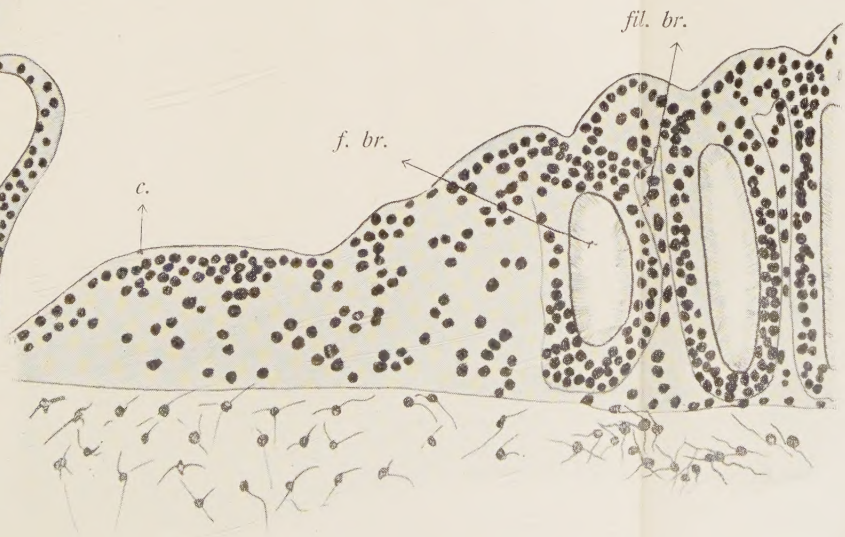



Fig. XVII.